

УДК 576.895.421

К ИДЕНТИФИКАЦИИ ВИДОВ И ПОДВИДОВ РОДА HYALOMMA
(ACARI: IXODIDAE) ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ
ТЕРРИТОРИЙ ПО ЛИЧИНОЧНОЙ ФАЗЕ

© Д. А. Апанаскевич,¹ Н. А. Филиппова²

^{1, 2} Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034

² ixodina@zin.ru

Поступила 29.03.2007

На представительном в пределах каждого видового ареала коллекционном материале, в том числе и выведенном в лаборатории, установлено, что количество видоспецифических глазомерных признаков на личиночной фазе предельно ограничено или таковые отсутствуют. Вместе с этим видоспецифические морфометрические признаки личинки менее подвержены различным категориям изменчивости, чем у старших фаз. Это позволило включить в арсенал межвидовых дифференциальных признаков личиночной фазы ранее практически не применявшиеся для рода *Hyalomma* морфометрические признаки. Состав подродов, видов и подвидов в фауне России и сопредельных территорий, а также номенклатура таксонов видовой группы и их ареалы приведены в соответствии с воззрениями авторов, обоснованными в каждом конкретном случае исследованием обширных коллекционных материалов и требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры. Впервые для России и сопредельных территорий составлена таблица для определения видов по личиночной фазе.

Возможность определения видов рода *Hyalomma* Koch, 1844 по преимагинальным фазам остается весьма затруднительной. Существуют лишь региональные таблицы, которые базируются на ограниченном материале (Оганджанян, 1953; Джапаридзе, 1960; Singh, Dhanda, 1965; Camicas, 1970). Они не охватывают видового состава России и близлежащих к ней территорий и не учитывают изменчивости полиморфных видов—переносчиков.

Сочетание ряда обстоятельств определяет трудности при разработке вопроса о дифференциации видов рода *Hyalomma* по преимагинальным фазам в объеме ареала в целом. Это наличие выведенных от точно определенных родителей личинок и нимф каждого вида, служащих отправной точкой для изучения видовых признаков; достаточное для оценки географической изменчивости представительство особей соответствующей фазы на территории ареала каждого вида; слабая степень межвидовой морфологической дифференциации при наличии внутривидового полиморфизма (что свойственно видам сем. Ixodidae в целом).

Необходимость точного определения видов рода *Hyalomma* по любой фазе онтогенеза диктуется наличием на территории России и на сопредельных

территориях природных очагов особо опасного заболевания — геморрагической лихорадки Крым—Конго, основными переносчиками возбудителей которого служат виды данного рода (Hoogstraal, 1979). По данным Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителя и благополучия человека, в течение 2002—2005 гг. сотни случаев этого заболевания зарегистрированы в 7 субъектах Южного федерального округа России: Ставропольском крае, Калмыкии, Астраханской, Волгоградской и Ростовской областях, Дагестане и Ингушетии; имеются летальные исходы (<http://www.rosptrebnadzor.ru/docs/doklad/>). Значительна роль видов этого рода в переносе возбудителей и других трансмиссивных болезней человека и сельскохозяйственных животных.

Наши представления о статусе таксонов видовой группы базируются на исследовании больших коллекционных материалов с учетом полученных нами ранее данных о диапазоне географической изменчивости всех активных фаз онтогенеза обсуждаемых ниже видов рода *Hyalomma* (Филиппова и др., 1995, 2003; Апанасевич, 2002, 2003а—в, 2004). На этой основе впервые предлагается таблица для определения видов фауны России и сопредельных территорий по личинке. Тезы и антитезы определительной таблицы по существу служат дифференциальными диагнозами рассмотренных видов по личиночной фазе.

Таким образом, цель статьи можно сформулировать как создание возможности определения видов рода *Hyalomma* по личиночной фазе с учетом корректив, внесенных авторами в статус некоторых таксонов видовой группы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для настоящей работы послужили коллекционные материалы Зоологического института Российской академии наук (ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия). Для сравнительных целей были привлечены материалы Национальной коллекции иксодовых клещей США (United States National Tick Collection, Institute of Arthropodology and Parasitology, Georgia

Размеры и их соотношения¹ личинки *Hyalomma anatomicum* и *H. excavatum*
Measurements and its ratios of larva of *Hyalomma anatomicum* and *H. excavatum*

	<i>H. anatomicum</i>	<i>H. excavatum</i>
Длина (Д) скутума	251—308 (284 ± 0.65; 265)	237—291 (260 ± 0.05; 313)
Ширина (Ш) скутума	365—467 (412 ± 1.14; 292)	342—445 (391 ± 1.04; 318)
Д : Ш скутума	0.64—0.73 (0.69 ± 0.001; 265)	0.61—0.73 (0.66 ± 0.001; 312)
Д скутума позади глаз	68—97 (86 ± 0.30; 265)	63—97 (76 ± 0.34; 319)
Ш скутума : Д скутума позади глаз	4.12—6.17 (4.82 ± 0.02; 265)	4.19—6.23 (5.15 ± 0.02; 318)
Ш гнатосомы	143—185 (165 ± 0.39; 292)	133—174 (151 ± 0.36; 312)
Д пальп (II и III членики)	106—132 (123 ± 0.28; 293)	98—120 (109 ± 0.25; 313)
Д : Ш пальп	2.60—3.29 (2.97 ± 0.01; 290)	2.00—3.00 (2.70 ± 0.01; 313)
Д гипостома	92—123 (110 ± 0.31; 252)	87—112 (97 ± 0.27; 280)
Д : Ш гипостома	3.09—4.39 (3.67 ± 0.01; 252)	2.83—3.89 (3.34 ± 0.01; 280)
Д колена I	140—196 (173 ± 0.52; 287)	134—168 (151 ± 0.35; 317)
Д : Ш колена I	2.76—3.72 (3.31 ± 0.01; 156)	2.33—3.60 (3.06 ± 0.01; 187)

Примечание. ¹ Пределы вариации, в скобках: среднее значение ± ошибка среднего, объем выборки.

Southern University, Statesboro, USA) и Коллекции Университета Претории (Faculty of Veterinary Science, University of Pretoria, Onderstepoort, South Africa).

Объем использованных при составлении определительной таблицы коллекционных материалов (содержащих личинок как выведенных в лаборатории от точно определенных родителей, так и собранных в природе), приведен в видовых очерках; там же указано количество географических точек, из которых в пределах отмеченных звездочкой территорий исследован материал.

При описании круга основных хозяев и географического распространения мы опирались на коллекции главным образом ЗИН РАН и частично других упомянутых выше научных учреждений, а также на литературные источники преимущественно сводного характера.

Признаки, которые отражают форму и могут быть распознаны глазомерно при достаточном увеличении светового микроскопа, мы условно называем качественным. Из числа изученных для личиночной фазы каждого вида нескольких десятков таких признаков «рабочими» для идентификации видов р. *Hyalomma* по личинке на интересующей нас территории оказались только 5: форма скутума, форма и вооружение гипостома, степень развития и форма зубцов I, II и III кокс.

Параллельно изучены многочисленные количественные признаки твердых структур — линейные размеры и их соотношения, из числа которых у некоторых близких видов до 10 параметров имеют статистически достоверные различия даже в случаях отсутствия качественных дифференциальных признаков у данных видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Краткая характеристика таксономического состава рода *Hyalomma* фауны России и сопредельных территорий

Ниже приведены краткие сведения о видах фауны России и тех сопредельных и более удаленных территорий, которые с учетом эколого-географических и паразито-хозяинских характеристик представляют потенциальную опасность с позиций заноса возбудителей природно-очаговых болезней человека и животных. В задачи данной статьи не входит подробное рассмотрение территориальных, биотических и паразито-хозяинских связей, как и детальный анализ истории изучения вопросов таксономии, включая обширную синонимию.

Померанцев (1950) приводит таксономический состав рода на территории бывшего СССР и сопредельных стран, который включает 13 видов и подвидов рода *Hyalomma* — *H. aegyptium* (Linnaeus, 1758), *H. dromedarii* Koch, 1844, *H. schulzei* Olenev, 1931, *H. asiaticum asiaticum* Schulze et Schlottke, 1930, *H. asiaticum caucasicum* Pomerantzev, 1940, *H. asiaticum kozlovi* Olenev, 1931, *H. anatomicum anatomicum* Koch, 1844, *H. anatomicum excavatum* Koch, 1844, *H. detritum* Schulze, 1919, *H. scupense* Schulze, 1918, *H. plumbeum plumbeum* (Panzer, 1795), *H. plumbeum turanicum* Pomerantzev, 1946 и *H. plumbeum impressum* Koch, 1844, причем он отмечает, что *H. schulzei* и *H. asiaticum kozlovi* не зарегистрированы на территории СССР. Позже в Таджикистане был обнаружен *H. kumari* Sharif, 1928 (Старков, 1971).

На территории бывшего СССР отмечены виды всех 3 ныне признанных подродов — *Hyalomma* Koch, 1844, *Euhyalomma* Filippova, 1984 и *Hyalommata* Schulze, 1919. На территории России встречаются представители первых двух подродов.

В цитированный список таксонов ниже внесены согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (МКЗН) номенклатурные поправки. Изменения статуса некоторых таксонов видовой группы подробно обоснованы в цикле публикаций авторов данной статьи, цитируемых ниже в каждом конкретном случае. На этом фоне приведены краткие сведения о паразито-хозяинных и территориальных связях видов и подвидов, рассматриваемых в данной статье.

Hyalomma (Hyalomma) aegyptium (Linnaeus, 1758)

Изучено около 420 личинок из 24 географических точек.

В конце XIX—начале XX в. практически все виды рода рассматривались как *H. aegyptium* или его разновидности. Позднее закрепилась точка зрения Шульце (Schulze, 1930), согласно которой *H. aegyptium* — это аберрантный вид рода, чья половозрелая фаза паразитирует исключительно на наземных черепахах.

К данному моменту установлено, что половозрелая фаза паразитирует главным образом на наземных черепахах, но единично отмечена на ежах и птицах. Выявлено, что личиночная и нимфальная фазы широко используют в качестве прокормителей наземных черепах, мелких млекопитающих и птиц (Коллекция ЗИН РАН; Апанасевич, 2003а).

На территории России вид обнаружен на Черноморском побережье Кавказа (Краснодарский край) и на юге Дагестана. На территории бывшего СССР известен из Грузии, Армении*, Азербайджана*, Казахстана, Туркменистана*, Узбекистана, Таджикистана* и Киргизстана. Распространен в Южной Европе, в Северной Африке, Турции, Иране*, других странах Передней Азии, Афганистане и Пакистане (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Колонин, 1983; Апанасевич, 2003а; Филиппова, Стекольников, 2007).

Hyalomma (Euhyalomma) dromedarii Koch, 1844

Изучено порядка 110 личинок из 5 географических точек.

Все фазы развития данного вида паразитируют главным образом на верблюдах, а также на крупном и мелком рогатом скоте (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Бердыев, 1980). Паразитирование преимагинальных фаз отмечено также на мелких млекопитающих (грызуны, зайцеобразные и ежи) (Hoogstraal, 1956).

На территории России вид не обнаружен. На территории бывшего СССР известен из Азербайджана (единичные находки в Нахичевани), Туркменистана*, Узбекистана, Таджикистана и Киргизстана (немногочисленные находки в Ферганской долине). Распространен также в Сенегале, Мавритании, Марокко, Алжире, Тунисе, Ливии, Египте*, Судане*, странах Центральной и Восточной Африки, Турции, Иране и других странах Передней Азии, Афганистане*, Пакистане и Западной Индии (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Колонин, 1983).

Hyalomma (Euhyalomma) schulzei Olenev, 1931

Половозрелая фаза паразитирует главным образом на верблюдах. Личинки и нимфы паразитируют на мелких млекопитающих (грызуны, зайцеобразные и ежи) (Hoogstraal, 1956; Hoogstraal et al., 1981).

На территории России вид не отмечен. Отмечен по единичным находкам в Туркменистане (Кербабаев, 1960). Известен из Египта, стран Передней Азии, Афганистана и Пакистана (Коллекция ЗИН РАН; Колонин, 1983).

Hyalomma (Euhyalomma) asiaticum Schulze et Schlottke, 1930

Полиморфный вид *H. asiaticum* имеет весьма насыщенную историю таксономического изучения, поэтапно приблизившую нас к выявленной на сегодняшний день его сложной внутривидовой структуре. Однако изучение внутривидовой дифференциации нельзя считать исчерпанным в силу очень большого диапазона разных форм изменчивости в пределах огромного и недостаточно изученного ареала. По этой причине степень морфологической дифференциации в географическом аспекте, которая прослеживается по генеративной фазе онтогенеза, нарушена или отсутствует на личиночной фазе (Филиппова и др., 1995). К тому же мы располагаем выведенным в лаборатории материалом не для всех подвидов. Сказанное, а также дополнительное исследование представительных выборок из предполагаемых подвидовых ареалов не позволяет пока предложить надежные критерии для идентификации подвидов по личинке. Поэтому в определительную таблицу вошли дифференциальные критерии для вида в целом.

Ниже мы приводим в очень кратком изложении таксономическую историю и эколого-географические характеристики наиболее обоснованных подвидов.

Hyalomma (Euhyalomma) asiaticum asiaticum Schulze et Schlottke, 1930

Изучено порядка 310 личинок из 20 географических точек.

Первоначально описан как подвид *H. dromedarii asiaticum* в определительной таблице (Schulze, Schlottke, 1930. С. 34, 43). После того как Оленев (1931а, б), предоставивший немецким авторам материал, по которому они описали *H. dromedarii asiaticum*, дал его адекватный дифференциальный диагноз по самке и самцу и опубликовал подробные данные о его распространении в Средней Азии и отдельных находках в Закавказье и Иране, Шульце (Schulze, 1935) возвел этот подвид в вид. Померанцев (1946, 1950) рассматривает данный таксон как номинативный подвид полиморфного вида *H. asiaticum*. Филиппова (1984), Филиппова с соавт. (1995) подтверждают эту точку зрения на основании изучения географической изменчивости всех фаз онтогенеза в объеме ареала вида в целом. В последней публикации показано также, что данный подвид проявляет существенную географическую изменчивость и включает ряд морфотипов, статистически достоверно различающихся на отдельных фазах онтогенеза.

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных, по-видимому, отдавая предпочтение верблюдам и овцам. Личинки и нимфы паразитируют на широком круге мелких млекопитающих: грызунах, зайцеобразных, ежах и др. (Коллекция ЗИН РАН; Филиппова и др., 1995).

На территории России подвид не отмечен. Известен из Казахстана*, Туркменистана*, Узбекистана*, Таджикистана*, Киргизстана, Монголии* и Китая (Коллекция ЗИН РАН; Филиппова и др., 1995), указан также для некоторых более южных территорий Передней и Центральной Азии (Колонин, 1983).

Hyalomma (Euhyalomma) asiaticum caucasicum Pomerantzev, 1940

Изучено около 75 личинок из 6 географических точек.

Подвид описан за авторством Померанцева в коллективной публикации: Померанцев, Матикашвили, при участии Лотоцкого (1940). Филиппова (1984), Филиппова с соавт. (1995) подтверждают эту точку зрения Померанцева на основании изучения географической изменчивости всех фаз онтогенеза.

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных, по-видимому, отдавая предпочтение овцам. Личинки и нимфы паразитируют на мелких млекопитающих (грызуны, зайцеобразные и ежи) (Коллекция ЗИН РАН; Филиппова и др., 1995).

На территории России подвид известен с юга Дагестана. Известен также из Грузии, Армении, Азербайджана* и Ирана* (Коллекция ЗИН РАН; Филиппова и др., 1995).

Hyalomma (Euhyalomma) asiaticum kozlovi Olenev, 1931

Изучено свыше 190 личинок из 10 точек.

Первоначально описан как самостоятельный вид (Оленев, 1931а), который Померанцев низвел в подвид (1946, 1950). Филиппова (1984) восстанавливает видовой статус, но позже Филиппова с соавт. (1995) возвращают подвидовой статус на основании анализа внутривидовой дифференциации всех фаз онтогенеза вида *H. asiaticum* в ареале в целом, показавшего отсутствие отличий видового ранга на преимагинальных фазах.

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных. Личинки и нимфы паразитируют на мелких млекопитающих (грызуны, зайцеобразные и ежи) (Коллекция ЗИН РАН; Филиппова и др., 1995).

На территории России подвид не отнесен. Единичная находка отмечена в Туркмении (Бердыев, 1980). Известен из Монголии* и Китая (Коллекция ЗИН РАН; Национальная коллекция иксодовых клещей США; Оленев, 1931б, Филиппова и др., 1995).

Hyalomma (Euhyalomma) anatolicum Koch, 1844

Изучено свыше 280 личинок из 15 географических точек.

Пока изучение вопроса дифференциации *H. anatolicum* с очень близким видом *H. excavatum* основывалось только на половозрелой фазе, их статус несколько раз подвергался понижению до подвидового и восстановлению (Померанцев, 1946, 1950; Филиппова, 1984; Feldman-Muhsam, 1954; Hoogstraal, Kaiser, 1959; Kaiser, Hoogstraal, 1964, и др.). Апанаскевич (2003б) обосновывает видовую самостоятельность названных таксонов на основании изучения всех активных морфологических фаз онтогенеза, приведшего его к заключению, что видоспецифические особенности имеют не только соответствующие фазы, но и весь активный отрезок онтогенеза. Последний факт основан на демонстрации для этой пары видов феномена видоспецифических морфологических инверсий в онтогенезе, впервые установленных для видов р. *Ixodes* (Filippova, 1999), а теперь известных для широкого круга близкородственных видов иксодовых клещей подсемейств Ixodinae и Amblyomminae (Филиппова, 2006, 2007).

Все фазы паразитируют на крупных и средних копытных, по-видимому, отдавая предпочтение крупному рогатому скоту (Коллекция ЗИН РАН; Апанаскевич, 2003б).

На территории России вид известен с юга Дагестана. На территории бывшего СССР распространен в Грузии, Армении*, Азербайджане, Казахстане, Туркменистане*, Узбекистане*, Таджикистане* и Киргизстане. Известен также из стран Юго-Восточной Европы, Туниса, Ливии, Египта*, Судана*, ряда стран Восточной Африки, Ирана* и многих других стран Передней Азии, Афганистана, Пакистана, Западной Индии*, Бангладеш и Непала (Коллекция ЗИН РАН; Колонин, 1983; Апанаскевич, 2003б).

Hyalomma (Euhyalomma) excavatum Koch, 1844

Изучено около 320 личинок из 16 географических точек.

История таксономического статуса и отражение ее в литературе соответствует таковым предыдущего вида.

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных. Личинки и нимфы паразитируют на мелких млекопитающих — грызунах, зайцеобразных, ежах и мелких хищных млекопитающих (Коллекция ЗИН РАН; Апанаскевич, 2003б).

На территории России вид не отмечен. На территории бывшего СССР известен из Казахстана (достоверно только по единичной находке с п-ова Манышлак), Туркменистана*, Узбекистана* и Таджикистана*. Распространен также в Италии, Юго-Восточной Европе, Мавритании, Марокко, Алжире, Тунисе, Ливии, Египте*, Судане, странах Восточной Африки и Передней Азии, Афганистане (Коллекция ЗИН РАН; Колонин, 1983; Апанаскевич, 2003б).

Hyalomma (Euhyalomma) scupense Schulze, 1918

Изучено около 115 личинок из 10 географических точек объединенного ареала *H. scupense* и ранее рассматривавшегося как самостоятельный вид *H. detritum*.

Первоначально описан как самостоятельный вид. Наши данные, основанные на изучении обширных коллекционных материалов ЗИН РАН, свидетельствуют о принадлежности *H. scupense* и *H. detritum* к одному виду в качестве экологических форм (подробнее см. «Обсуждение»).

Все фазы паразитируют на крупных и средних копытных (Коллекция ЗИН РАН; Колонин, 1983).

На территории России вид известен из Курской, Воронежской, Саратовской, Волгоградской* и Астраханской областей, Калмыкии*, Краснодарского края, Чеченской Республики, Дагестана. На территории бывшего СССР известен из Молдовы, Украины, Грузии, Армении*, Азербайджана, Казахстана*, Туркменистана, Узбекистана*, Таджикистана* и Киргизстана (Коллекция ЗИН РАН). Распространен также в странах Южной Европы, Северной Африки, Передней и Центральной Азии (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Колонин, 1983).

Hyalomma (Euhyalomma) marginatum marginatum Koch, 1844

Изучено около 340 личинок из 15 географических точек.

Померанцев (1946) рассматривает данный таксон как номинативный подвид вида *H. marginatum* Koch, 1844. Однако позже Померанцев (1950) из-

меняет его название на *H. plumbeum plumbeum* (Panzer, 1795), что противоречит МКЗН. Филиппова (1984) рассматривает данный таксон как номинативный подвид полиморфного вида *H. marginatum*.

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных, зайцеобразных, реже на птицах. Личинки и нимфы паразитируют на зайцеобразных и широком таксономическом круге птиц из разных экологических групп, в том числе и перелетных (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950).

На территории России подвид распространен в Ростовской, Саратовской, Волгоградской и Астраханской областях, Ставропольском и Краснодарском краях, Северо-Осетинской, Чеченской и Дагестанской Республиках. С территории бывшего СССР известен из Молдовы, Украины, Грузии*, Армении*, Азербайджана* и Туркменистана. Распространен также в Португалии, Испании, Италии, на юге Франции*, в Румынии*, Болгарии*, Албании, странах Северной Африки и Передней Азии (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Апанаскевич, 2003в, 2004).

Hyalomma (Euhyalomma) marginatum turanicum Pomerantzev, 1946

Изучено порядка 400 личинок из 30 географических точек.

Первоначально описан как подвид вида *H. marginatum* (Померанцев, 1946). Позже Померанцев (1950) изменил название на *H. plumbeum turanicum*; Филиппова (1984) возвратила оригинальную комбинацию в отечественной литературе.

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных, реже на птицах. Личинки и нимфы паразитируют на широком таксономическом круге птиц из разных экологических групп и зайцах (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950).

На территории России подвид не отмечен. Известен из Казахстана*, Туркменистана*, Узбекистана, Таджикистана*, Киргизстана*, а также Ирана (Коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Апанаскевич, 2003в, 2004). Имеются указания о распространении в некоторых других странах Передней Азии и Северной Африки (Колонин, 1983).

Hyalomma (Euhyalomma) marginatum rufipes Koch, 1844

Изучено около 200 личинок из 13 географических точек.

Первоначально описан как самостоятельный вид. Хугстраал и Кайзер (Hoogstraal, Kaiser, 1960) рассматривают данный таксон в качестве подвида вида *H. marginatum*, что сейчас является общепризнанной точкой зрения. В отечественной литературе для данного таксона использовались следующие названия — *H. marginatum impressum* Koch, 1844, *H. plumbeum impressum* (Померанцев, 1946, 1950) и *H. impressum* (Филиппова, 1984). Переисследование коллекционного материала ЗИН РАН (Апанаскевич, 2003в, 2004) подтвердило мнение (Feldman-Muhsam, 1954; Hoogstraal, 1956; Camicas et al., 1998) о синонимизации названий в смысле Померанцева (1946, 1950) и Филипповой (1984) с *H. marginatum rufipes*. *H. impressum* Koch, 1844 — не близкородственный к *H. marginatum* вид, распространенный в Эфиопской зоogeографической области.

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных. Личинки и нимфы паразитируют на птицах и зайцах (Коллекция ЗИН РАН; Коллекция Университета Претории, ЮАР; Hoogstraal, 1956).

На территории России подвид отмечен по единичным находкам из Дагестана и Астраханской обл. На территории бывшего СССР известен по единичным находкам из Украины (о-в Змеиный), Азербайджана, Казахстана Туркменистана, Узбекистана и Таджикистана. Подвид отмечен в Македонии, Египте*, Судане, Сенегале*, Кении*, ЮАР* и на других территориях Эфиопского зоогеографического региона (Коллекция ЗИН РАН, Университета Претории. Национальная коллекция иксодовых клещей США; Померанцев, 1950; Апанасевич, 2003в, 2004). Общеизвестен факт разноса преимагинальных фаз подвидов двуххозяинного вида *H. marginatum* перелетными птицами, чем, наиболее вероятно, и обусловлены регулярные находки *H. marginatum rufipes* на территории России и сопредельных государств.

Hyalomma (Hyalommata) kumari Sharif, 1928

Половозрелая фаза паразитирует на крупных и средних копытных, по-видимому, отдавая предпочтение козам. Личинки и нимфы паразитируют на мелких млекопитающих (грызуны) (Geevarghese, Dhanda, 1987).

На территории России вид не отмечен. С территории бывшего СССР вид известен по единичной находке из Таджикистана (Коллекция ЗИН РАН; Старков, 1971; Филиппова, 1984).

Таблица для определения видов и подвидов
рода *Hyalomma* Koch, 1844 фауны России
и сопредельных территорий по личиночной фазе

Тезы и антитезы таблицы можно рассматривать как дифференциальные диагнозы для 7 видов и некоторых подвидов. Хотя на территории России зарегистрировано 6 видов и подвидов — *H. aegyptium*, *H. asiaticum caucasicum*, *H. anatomicum*, *H. marginatum marginatum*, *H. marginatum rufipes* и *H. scutense*, не исключены занос или неустановленные точки распространения видов, известных на сопредельных территориях. Мы не включили в таблицу *H. schulzei* и *H. kumari*, ареалы которых весьма удалены от территории России.

- 1(8). Скутум относительно сильно вытянут в продольном направлении; глагаза расположены по середине длины скутума (рис. 1, 1—3).
- 2(5). Гипостом обильно вооружен зубчиками; вооруженная отчетливыми зубчиками часть гипостома более чем в 2 раза длиннее шейки, несущей в передней части лишь нерегулярные короткие складочки; число крупных зубчиков во внутренних рядах вооруженной части 6—6 или 7—7 (рис. 2, 3).
- 3(4). Зубец кокс I относительно крупный, приближается к равностороннему треугольнику; зубцы кокс II и III умеренно развиты (рис. 3, 3)
..... *H. (E.) marginatum turanicum* Pomerantzev.
..... *H. (E.) marginatum rufipes* Koch.
- 4(3). Зубец кокс I относительно малых размеров, в виде низкого треугольника; зубцы кокс II и III слабо развиты (рис. 3, 2)
..... *H. (E.) marginatum marginatum* Koch.
- 5(2). Гипостом умеренно вооружен зубчиками; длина вооруженной части гипостома приблизительно равна длине шейки; число крупных зубчиков во внутренних рядах не более 5—5 (рис. 2, 1—2).

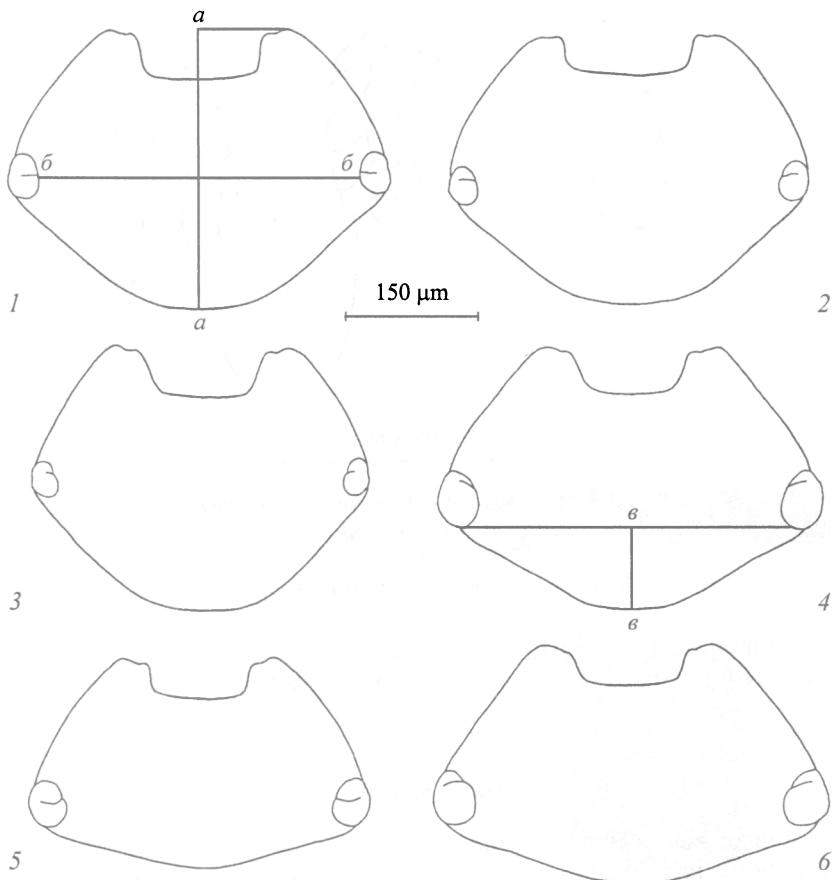


Рис. 1. Скутум личинки видов рода *Hyalomma*.

1 — *H. aegyptium*, 2 — *H. scupense*, 3 — *H. marginatum marginatum*, 4 — *H. anatomicum*, 5 — *H. asiaticum asiaticum*,
6 — *H. dromedarii*. а—а — общая длина, б—б — уровень отсчета положения глаз, в—в — длина позади глаз.

Fig. 1. Larval scutum of *Hyalomma* species.

- 6(7). Зубец кокс I умеренно развит; зубцы кокс II и III очень крупные (рис. 3, 1) *H. (H.) aegyptium* (Linnaeus).
- 7(6). Зубец кокс I слабо развит; зубцы кокс II и IIIrudimentарные (рис. 3, 4) *H. (E.) scupense* Schulze.
- 8(1). Скутум умеренно или слабо вытянут в продольном направлении; глаза расположены в задней половине скутума (рис. 1, 4—6).
- 9(12). Скутум умеренно вытянут; длина скутума позади глаз составляет не менее 1/3 общей его длины (рис. 1, 4).
- 10(11). Размеры относительно крупные (см. таблицу) *H. (E.) anatomicum* Koch.
- 11(10). Размеры относительно мелкие (см. таблицу) *H. (E.) excavatum* Koch.
- 12(9). Скутум слабо вытянут в продольном направлении; длина скутума позади глаз составляет не более 1/4 общей его длины (рис. 1, 5, 6).
- 13(14). Зубец кокс I слабо развит, в виде низкого треугольника; зубцы кокс II и III слабо развиты (рис. 3, 5). *H. (E.) asiaticum asiaticum* Schulze et Schlottke. *H. (E.) asiaticum caucasicum* Pomerantzev. *H. (E.) asiaticum kozlovi* Olenev.

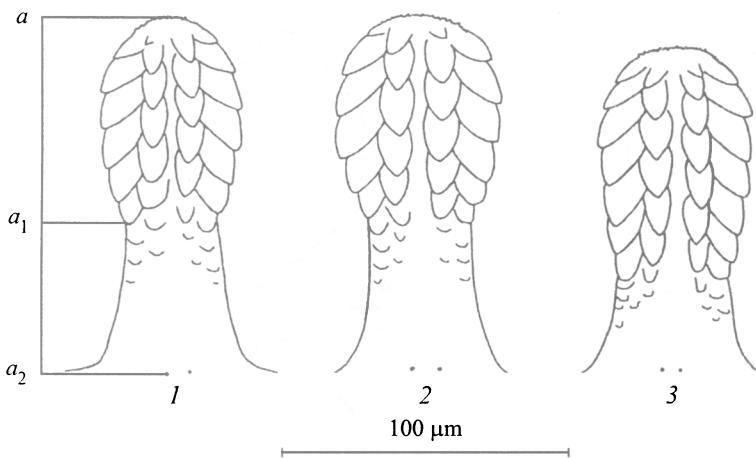


Рис. 2. Гипостом личинки видов рода *Hyalomma*.
1 — *H. aegyptium*, 2 — *H. scupense*, 3 — *H. marginatum marginatum*. $a-a_2$ — общая длина, $a-a_1$ — вооруженная часть, a_1-a_2 — шейка.

Fig. 2. Larval hypostome of *Hyalomma* species.

14(13). Зубец кокс I крупный, приближается к равностороннему треугольнику; зубцы кокс II и III умеренно развиты (рис. 3, б) *H. (E.) dromedarii* Koch.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные выше материалы рассматривают таксоны видовой группы. При формировании мнения о рангах таксонов видовой группы мы основывались на накопленных нами обширных фактических данных по географической изменчивости морфологических признаков всех активных фаз онтогенеза. Это относится равно к полиморфным видам, включающим подвиды, и к видам, для которых пока не удалось установить морфологически дискретной географической дифференциации в той мере, которая позволяет выделить подвиды. В последнем случае причины могут быть разные: иные факторы и формы географической дифференциации, недостаточность сравнительного в географическом плане материала и т. д.

Особенности внутривидовой морфологической дифференциации *H. asiaticum* и *H. marginatum* дают ответ на вопрос, почему определительная таблица личиночной фазы включает в основном таксоны видового ранга.

Все 3 подвида *H. asiaticum* четко различаются глазомерно по самцу. По самке только *H. a. caucasicum* четко отличается от двух других подвидов. На основании морфологических отличий половозрелой фазы в зависимости от географии достаточно хорошо обрисовываются ареалы подвидов *H. a. asiaticum* и *H. a. caucasicum* в западной половине видового ареала. В восточной половине видового ареала преобладает *H. a. kozlovi*, но представлен и *H. a. asiaticum*. Однако обнаружить сообщение этих подвидов не удалось, несмотря на анализ обширного коллекционного материала, включавшего более 4300 половозрелых и более 1600 неполовозрелых особей этих подвидов более чем из 100 точек их совместных ареалов (Филиппова и др., 1995). По-видимому, первый из них занимает холодные высокогорные пустыни, а второй — открытые биотопы менее высоких территорий с достаточно теп-

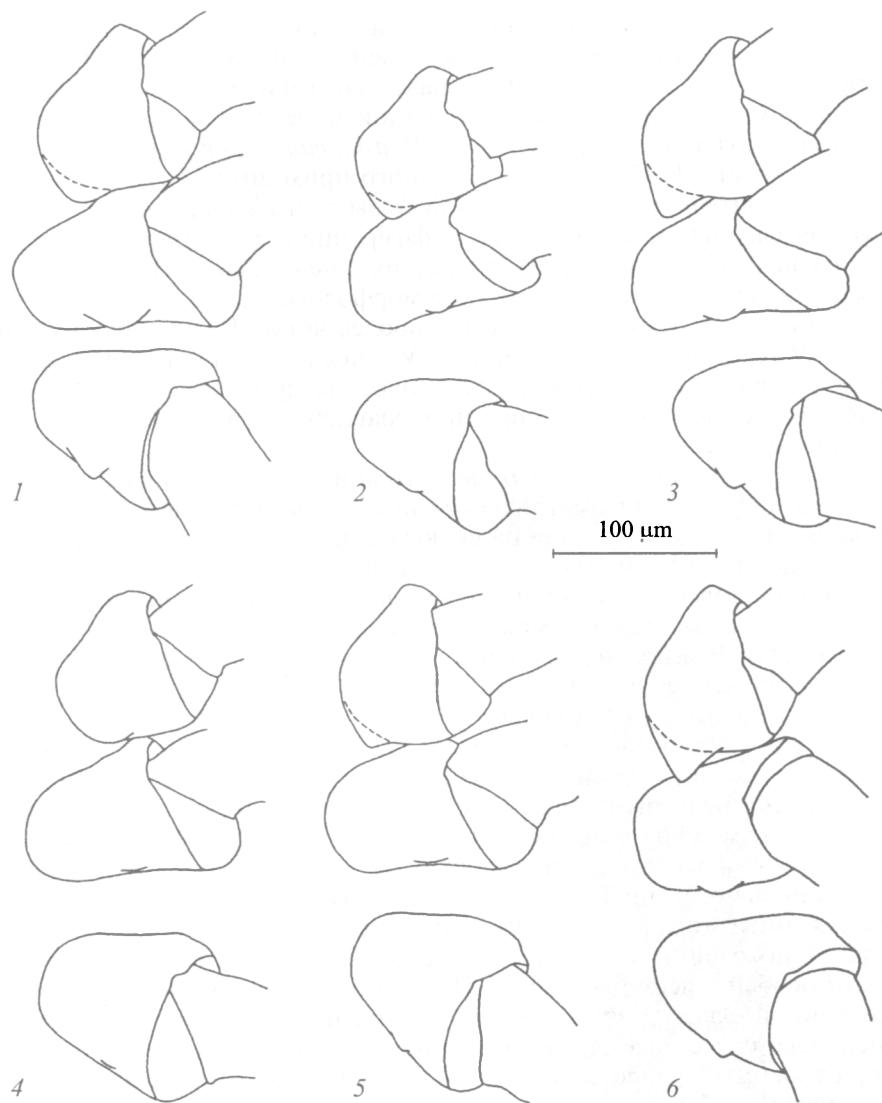


Рис. 3. Коксы личинки видов рода *Hyalomma*.
 1 — *H. aegyptium*, 2 — *H. marginatum marginatum*, 3 — *H. marginatum turanicum*, 4 — *H. scupense*, 5 — *H. asiaticum asiaticum*, 6 — *H. dromedarii*.

Fig. 3. Larval coxae of *Hyalomma* species.

лым климатом. На нимфальной и личиночной фазах не удалось обнаружить надежных глазомерных различий подвидов, а статистически достоверные различия морфометрических признаков касались только абсолютных размеров немногих структур, но не их пропорций. К тому же такие различия охватывали не все сравниваемые выборки из пределов предполагаемых подвидовых ареалов. Такого порядка различия касаются некоторых выборок из точек распространения *H. a. kozlovi* по отношению к выборкам из точек распространения 2 других подвидов. Однако и среди выборок из точек распространения *H. a. kozlovi* прослеживаются сходные с выборкой из ареала *H. a. caucasicum*. Многочисленные выборки соответствующих преимагинальных фаз

с территорий, на которых на обширном коллекционном материале установлен подвид *H. a. caucasicum*, проявляют очень большой размах изменчивости, обусловленной разнообразными палеогеографическими и реентными причинами. Характеристика по личиночной фазе конкретных выборок из многих точек подвидовых ареалов вида *H. asiaticum* содержится в статье Филипповой с соавт. (1995). В силу сказанного приходится воздерживаться от подвидовых критерии для личиночной фазы этого вида.

Сходная сложная внутривидовая дифференциация свойственна и полиморфному виду *H. marginatum* (Апанаскевич, 2003в, 2004). На половозрелой фазе все 3 подвида также имеют четкие морфологические различия. Что касается личинки, то в ареале в целом наиболее четко *H. m. marginatum* отличается от *H. m. turanicum* и *H. m. rufipes*. У 2 последних подвидов только некоторые из перекрывающих морфометрических признаков проявляют статистически достоверные различия при сравнении личинок из отдельных точек видовых ареалов.

При дифференциации видов *H. anatolicum* и *H. excavatum* следует пользоваться параметрами морфометрических признаков, приведенными в таблице. Надо иметь в виду, что таблица включает данные для многих точек ареалов этих видов и в отдельных географических точках наиболее весомые статистически достоверные отличия будут давать не все морфометрические признаки, а ограниченный комплекс таковых.

Что касается *H. scupense*, то совокупность обширных коллекционных материалов и изучение экземпляров из числа синтипов этого вида и вида *H. detritum* привели нас к заключению о том, что согласно МКЗН второе название — один из синонимов первого названия. Не удалось обнаружить морфологические признаки, по которым на территории, объединяющей ареалы, можно было бы с уверенностью идентифицировать один из видов по какой-либо морфологической фазе. Померанцев (1950, с. 211), отмечая высокую степень изменчивости перитремы — практически единственного дифференциального признака из числа твердых структур, первый высказал предположение о том, что эти виды, возможно, лишь сезонные расы единого вида. Однохозяинной зимней расе соответствуют географические совокупности особей, рассматриваемые Померанцевым (1950) как *H. scupense*, а двуххозяинной расе, развивающейся в теплый период, соответствуют по крайней мере изученные нами совокупности особей с территорий бывшего СССР, относимых ранее к ареалу *H. detritum*.¹ Таким образом, вопрос о внутривидовой дифференциации перемещается в сферу числа встреч с хозяином в течение цикла развития в зависимости от климатических условий обитания и сезонных особенностей развития. Для изучения закономерностей морфологической изменчивости *H. scupense* требуются наблюдения в природе за поведением особей в разных климатических и сезонных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Причастность видов рода *Hyalomma* к передаче человеку и животным вируса особо опасного заболевания — геморрагической лихорадки Крым—Конго, очаги которого зарегистрированы на обширнейшей территории Евра-

¹ Мы не касаемся многочисленных публикаций, которые не вносят ясности в решение данного вопроса независимо от того, рассматривают ли они эти таксоны в качестве одного вида или принимают два вида, но не на морфологической основе, а исходя либо из точки обнаружения, любого типа цикла развития (однохозяинного или двуххозяинного).

зийского и Африканского континентов, оставляет актуальными все направления изучения видов этого рода. В рамках морфологической концепции вида авторы статьи считают необходимым продолжение уточнений дифференциации на видовом и внутривидовом уровнях всех активных фаз онтогенеза. В отношении преимагинальных фаз это не только чисто таксономические потребности, но и прикладные: рассеивание инфекции происходит в том числе и питающимися на птицах и мелких млекопитающих личинками и нимфами. Особенно опасен в этом отношении полиморфный вид *H. marginatum*. Что касается таксономических аспектов, прогресс могут внести молекулярные методики, базирующиеся на предложенном авторами настоящей статьи анализе межвидовых и внутривидовых отношений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48220) и Министерства науки Российской Федерации (проект НШ-5563.2006.4).

Использована коллекция ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. № 2-2.20), контракт с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

Список литературы

- Апанасевич Д. А. 2002. Дифференциация по преимагинальным фазам видов группы *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae) в областях их симпатрии. Паразитология. 3 (4) : 271–279.
- Апанасевич Д. А. 2003а. К диагностике вида *Hyalomma (Hyalomma) aegyptium* (Acari, Ixodidae). Паразитология. 37 (1) : 47–59.
- Апанасевич Д. А. 2003б. Дифференциация близкородственных видов *Hyalomma anatolicum* и *H. excavatum* (Acari: Ixodidae) в объеме их ареалов на основании изучения всех фаз жизненного цикла. Паразитология. 37 (4) : 259–280.
- Апанасевич Д. А. 2003в. Дифференциация подвидов полиморфного вида *Hyalomma marginatum* (Acari: Ixodidae) по неполовозрелым фазам. Паразитология. 37 (6) : 462–472.
- Апанасевич Д. А. 2004. Дифференциация подвидов полиморфного вида *Hyalomma marginatum* (Acari: Ixodidae) по половозрелой фазе. Паразитология. 38 (1) : 20–32.
- Бердыев А. 1980. Экология иксодовых клещей Туркменистана и их роль в эпизоотологии природно-очаговых болезней. Ашхабад: Ылым. 282 с.
- Джапаридзе Н. И. 1960. Иксодовые клещи Грузии. Тбилиси: Изд-во АН Грузинской ССР. 295 с.
- Кербабаев Э. Б. 1960. О новых для Туркмении видах клещей семейства Ixodidae. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 5 : 80–81.
- Колонин Г. В. 1983. Мировое распространение иксодовых клещей. Роды *Hyalomma*, *Aponomma*, *Amblyomma*. М.: Наука. 120 с.
- Оганджанян А. М. 1953. Личинки и нимфы клещей рода *Hyalomma* Koch Армянской ССР. Зоол. сб. Ереван. 8 : 149–167.
- Оленев Н. О. 1931а. К систематике и географическому распространению клещей Ixodoidea. V. Паразитол. сб. Зоол. музея АН СССР. 2 : 249–261.
- Оленев Н. О. 1931б. Паразитические клещи Ixodoidea фауны СССР. Л.: Изд-во АН СССР. 125 с. (Определители по фауне СССР. 4).
- Померанцев Б. И. 1946. Клещи (сем. Ixodidae) СССР и сопредельных стран. М., Л.: Изд-во АН СССР. 28 с. (Определители по фауне СССР. 26).
- Померанцев Б. И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). М., Л.: Изд-во АН СССР. 224 с. (Фауна СССР. Паукообразные. 4(2)).
- Померанцев Б. И., Матикашвили Н. В. при участии Лотоцкого Б. В. 1940. Экологический очерк клещей Ixodidae (Acarina) Закавказья. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 7 : 100–133.

- Старков О. А. 1971. *Hyalomma (Hyalommina) kumari* Sharif, 1928 (Ixodoidea, Ixodidae) — новый для фауны СССР подрод и вид кровососущего клеща. Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1 : 73—75.
- Филиппова Н. А. 1984. Таксономический состав клещей семейства Ixodidae (Acarina, Parasitiformes) в фауне СССР и перспективы его изучения. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 32 : 61—78.
- Филиппова Н. А. 1999. (Filippova N. A.) Systematic relationships of the *Ixodes ricinus* complex in the Palearctic faunal region. Acarology IX Symposia. Columbus, Ohio. 2 : 355—361.
- Филиппова Н. А. 2003. Переисследование типовых серий *Hyalomma scupense* Schulze, 1918 и *H. detritum* Schulze, 1919 (Acarini: Ixodidae) в связи с вопросом микроэволюции в пределах этого рода. Паразитология. 37 (6) : 455—461.
- Филиппова Н. А. 2006. Морфологические инверсии в онтогенезе иксодовых клещей (Acarini: Ixodidae) с позиций концепции гиперморфоза и их значение для систематики. Паразитология. 40 (1) : 3—25.
- Филиппова Н. А. 2007. (Filippova N. A.) The phenomenon of morphological inversions in the ontogenesis of some Palearctic species of ixodid ticks (Acarini: Ixodidae). Internat. Journ. Acarol. 33 (1) : 61—72.
- Филиппова Н. А., Стекольников А. А. Материалы по преимагинальным фазам иксодовых клещей, собранным с мелких млекопитающих на Западном и Северном Кавказе (Acarini: Ixodidae). Паразитология. 41 (1) : 3—22.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. 1995. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae). Первый опыт использования баз данных по морфометрии. Паразитология. 29 (2) : 65—81.
- Camicas J. L. 1970. Coontribution a l'étude des tiques du Sénégal (Acarina, Ixodoidea). I. Les larves d'Amblyomma Koch et Hyalomma Koch. Acarologia. 12 (1) : 71—102.
- Camicas J. L., Hervy J. P., Adam F., Morel P. C. 1998. The ticks of the world. Nomenclature, described stages, hosts, distribution (Acarida, Ixodida). Paris: ORSTOM ed. 233 p.
- Feldman-Muhsam B. 1954. Revision of the genus *Hyalomma*. I. Description of Koch's types. Bull. Res. Coun. Israel. 4 (2) : 150—170.
- Geevarghese G., Dhanda V. 1987. The Indian *Hyalomma* ticks (Ixodoidea: Ixodidae). Publ. ICAR. 119 p.
- Hoogstraal H. 1956. African Ixodoidea. I. Ticks of the Sudan (with special reference to Equatoria Province and with preliminary reviews of the genera *Boophilus*, *Margaropus*, and *Hyalomma*). Washington. 1101 p.
- Hoogstraal H. 1979. The epidemiology of tick-borne Crimean—Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe, and Africa. Journ. Med. Entomol. 15 (4) : 307—417.
- Hoogstraal H., Kaiser M. N. 1959. Observations on Egyptian *Hyalomma* ticks (Ixodoidea). 5. Biological notes and differences in identity of *H. anatolicum* and its subspecies *anatolicum* Koch and *excavatum* Koch, among Russian and other workers. Identity of *H. lusitanicum* Koch. Ann. Ent. Soc. America. 52 (2) : 243—261.
- Hoogstraal H., Kaiser M. N. 1960. Observations on ticks (Ixodoidea) of Libya. Ann. Ent. Soc. America. 53 (4) : 445—457.
- Hoogstraal H., Wassef H. Y., Büttiker W. 1981. Ticks (Acarina) of Saudi Arabia. Fam. Argasidae, Ixodidae. Fauna of Saudi Arabia. 3 : 1—16.
- Kaiser M. N., Hoogstraal H. 1964. The *Hyalomma* ticks (Ixodoidea, Ixodidae) of Pakistan, India, and Ceylon, with keys to subgenera and species. Acarologia. 6 (2) : 257—286.
- Schultze P. 1930. Die Zeckengattung *Hyalomma*. I. (*H. aegyptium* L., *detritum* P. Sch., *volgensse* P. Sch., u. Schlottké, *H. scupense* P. Sch. und *uralense* P. Sch. u. Schlottké). Z. Parasitenk. (1) : 22—48.
- Schultze P. 1935. Acarina: Ixodoidea. Zool. Wissenschaft. Ergebni. Nederland. Expedit. Karakorum: 178—186.
- Schultze P., Schlottké E. 1930. Bestimmungstabellen für das Zeckengenuss *Hyalomma* Koch s. str. Sber. Naturf. Ges. Rostock. 2 : 32—46.
- Singh K. R. P., Dhanda V. 1965. Description and keys of immature stages of some species of Indian *Hyalomma* Koch, 1844 (Ixodoidea, Ixodidae). Acarologia. 7 (4) : 636—651.

LARVAL IDENTIFICATION OF SPECIES AND SUBSPECIES
OF THE GENUS HYALOMMA (ACARI: IXODIDAE) FROM RUSSIA
AND NEIGHBOURING TERRITORIES

D. A. Apanaskevich, N. A. Filippova

Key words: Ixodidae, *Hyalomma*, larva, fauna, Russia.

SUMMARY

The following species and subspecies of *Hyalomma* Koch, 1844 are recorded from Russia and neighbouring territories, including those involved in natural foci of tick-borne diseases: *H. (Hyalomma) aegyptium* (Linnaeus, 1758), *H. (Euhyalomma) dromedarii* Koch, 1844, *H. (Euh.) asiaticum asiaticum* Schulze et Schlottke, 1930, *H. (Euh.) asiaticum caucasicum* Pomerantzev, 1940, *H. (Euh.) asiaticum kozlovi* Olenov, 1931, *H. (Euh.) anatolicum* Koch, 1844, *H. (Euh.) excavatum* Koch, 1844, *H. scupense* Schulze, 1918, *H. (Euh.) marginatum marginatum* Koch, 1844, *H. (Euh.) marginatum turanicum* Pomerantzev, 1946, and *H. (Euh.) marginatum rufipes* Koch, 1844. The geographic distribution and host-parasite relationships of each taxon are discussed. Species characters of the larval stage, that can be distinguished using light microscopy, are found to be very few. These characters include shape of scutum, shape and rate of hypostome denticulation, shape and rate of the development of spurs on coxae I to III. Measurements of some morphological structure and their ratios show statistically significant differences between some closely related species, even if qualitative discriminating characters are unknown. Only measurements and their ratios can be used for the discrimination of larval *H. anatolicum* from larval *H. excavatum*, because qualitative discriminating features have not been found for these species. The complex structure of the subspecific morphological differentiation of all parasitic stages in the polymorphic species *H. asiaticum* and *H. marginatum* is revealed. This structure probably reflects some peculiarities of the microevolutionary processes. Identification key for the larval stage of seven *Hyalomma* species is provided.